Caldasia 16 (79): 551-564, 1991

LAS HORMIGAS CAZADORAS DEL GENERO *ECTATOMMA* (FORMICIDAE: PONERINAE) EN COLOMBIA

FERNANDO FERNÁNDEZ
Apartado Aéreo 77038 Santafé de Bogotá 2 D.C. Colombia

Resumen
Uno de los géneros más comunes de hormigas cazadoras (Formicidae: Ponerinae) es *Ectatomma,* con unas 12 especies endémicas de América tropical continental. En Colombia se registran 8 especies: *E. goninion, E. opaciventre* (primer registro para el país), *E. lugens, E. edentatum, E. quadridens, E. tuberculatum* y *E. ruidum,* ampliamente distribuidas en todas las tierras bajas. A diferencia de otros ponerinos, en *Ectatomma* se encuentran especies con una gran variación de comportamiento ecológico, estrategias de forrajeo y dieta, lo cual explica su abundancia e importancia en el país.

Abstract
Ectatomma is a conspicuous genus of hunting ants (Formicidae: Ponerinae) with about 12 endemic species in continental tropical America. Eight species are reported here for Colombia: *E. goninion, E. opaciventre* (first record in Colombia). *E. lugens, E. edentatum, E. quadridens, E. tuberculatum* and *E. ruidum,* broadly distributed in the lowlands. Un like other ponerine ants *Ectatomma* includes species with a broad variation in ecological behavior, foraging strategies, and diet, which could account for their abundance and importance throughout the country.

Introducción

A pesar de su importancia ecológica y número de especies (más de 600), la fauna de hormigas de Colombia permanece pobremente estudiada, limitándose a estudios de tipo económico. El estudio sistemático de algunos grupos de hormigas se ha iniciado recientemente con la distribución de las arrieras (Mackay & Mackay, 1986) y el reconocimiento de la mirmecofauna local en la Reserva de la Macarena (Fernández & Scheneider, en prensa).

En Colombia y en la región Neotropical se encuentran siete de las catorce subfamilias de hormigas vivientes: *Cerapachyinae, Ponerinae, Ecitoninae, Pseudomyrmecinae, Myrmicinae, Dolichoderinae* y *Formicinae.* Las dos primeras constituyen grupos muy cercanos filogenéticamente con el nombre común de cazadoras (Wheeler & Wheeler, 1985). Ambas subfamilias pueden reconocerse porque poseen un pecíolo con un sólo nudo y por una constricción entre el primer segmento gástrico y los restantes (Fig. 1); Cerapachyinae se diferencia de Ponerinae por poseer una fila lateral de dientecillos en el pigidio, ausentes en esta última. Las cazadoras son un grupo muy antiguo que se desarrolló en el Cretáceo (Brandao, 1990; Holldobler & Wilson, 1990); se distribuyen principalmente en los trópicos y ocupan primordialmente los estratos hipógeo y epígeo para nidificación y forrajeo. Poseen nidos simples, escaso polimorfismo y un lenguaje químico de comunicación incipiente (Wilson, 1971); no muestran alta cohesión colonial, ni atención esmerada a las larvas. Su dieta es esencialmente predadora, con muchas especies especializadas en ciertas presas y algunos grupos que presentan cierto omnivorismo; su aguijón, bien desarrollado, es una arma eficaz de defensa y ofensa (Kugler, 1978, 1979). Por estas razones se considera a estas hormigas como primitivas.

Las hormigas cazadoras son un grupo muy rico e interesante en los trópicos; en la tabla 1 se relacionan las tribus y géneros de Colombia y la región Neotropical, con el número aproximado de especies.

La importancia ecológica, etológica y económica de estas hormigas apenas comienza a apreciarse (Holldobler & Wilson, 1990; Lachaud & Fresnau, 1987), por lo cual urgen estudios en

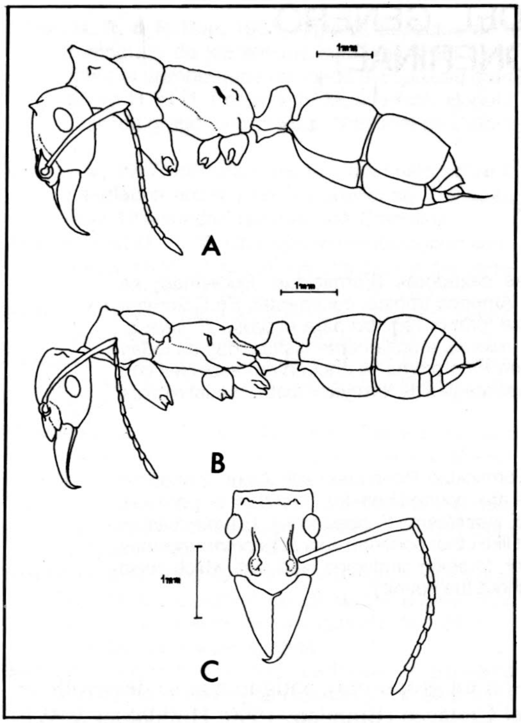

Figura 1A. *Ectatomma opaciventre,* vista lateral obrera; B. *E. tuberculatum,* vista lateral obrera; C. idem, vista frontal (Dibujo de Edgard Palacio).

las regiones tropicales. Con la intención de presentar sistemáticamente todos los géneros de hormigas cazadoras de Colombia, esta contribución se inicia con el género más abundante y común en nuestro país: *Ectatomma.*

Metodología

Este estudio se basa principalmente en colecciones del autor en todo el país, revisión de literatura, y la revisión de material existente en las siguientes colecciones:

ICN - MHN Universidad Nacional de Colombia, Santafé de Bogotá.

ICA Colección Taxonómica Nacional "Luis Ma. Murillo", Tibaitatá.

UNESIS Pontificia Universidad Javeriana, Santafé de Bogotá.

UDA Universidad de Antioquia, Medellín.

UNM Universidad Nacional de Colombia, Medellín.

UDV Universidad del Valle, Cali.

CIAT Palmira.

CFC Francisco Castaño,Buga.

FFIC Santafé de Bogotá.

WPM Texas A & M University, USA.

PSW University of California, Davis, USA.

IZA Universidad Central de Venezuela, Maracay.

Resultados

Género *Ectatomma*

Ectatomma F.Smith 1858: 102
sinonimia (Kempf, 1972: 104)
= *Formica* (en parte) Olivier 1791: 498
= *Ponera* (en parte) Illiger 1807: 194
= *Ectatomma* subgénero *Ectatomma* Mayr 1862: 731

Tipo: *Formica tuberculata* Olivier 1791

Caracterización. Obreras de tamaño mediano, reinas grandes y robustas; constricción conspícua entre el primer y segundo segmento del gaster; carinas frontales distantes y más o menos paralelas (Fig. 1C); empodio ausente entre las garras tarsales; pecíolo generalmente en forma de cono truncado; el mesonoto forma una convexidad distinta; integumento con esculturaciones muy marcadas; hábitos epígeos y algunas veces arbóreos; dieta predadora pero con especies omnívoras. Viven en nidos en el suelo con poblaciones moderadas en bosque, rastrojos, sabanas y a veces en ambientes urbanos. Reinas aladas y robustas, machos poco conocidos de aspecto vespoideo; larvas tipo primitivo, con tubérculos, mandíbulas grandes, muy esclerotizadas y con dientes; pupas en capullos; adultos recién emergidos con capacidad de movimiento.

Biogeografía. Es un género reciente (Brown, 1973), endémico de Suramérica y Centroamérica hasta el sur de México, pobremente representado en el Caribe. Posee unas 12 especies revisadas por Kugler y Brown en 1982. Dentro

Subfamilias	Tribus	Géneros	Número de especies Neotrópico	Colombia
CERAPACHYNAE	Cerapachyini	*Sphinctomyrmex*	1	0
		Cerapachys	6	1
		Leptanilloides	1	1
	Cilindromyrmecini	*Cilindromyrmex*	10	1
	Acanthostichini	*Acanthostichus*	9	2
PONERINAE	Amblyoponini	*Amblyopone*	11	2
		Prionopelta	5	1
	Platythyreini	*Platythyrea*	7	4
		Probolomyrmex	2	1
	Proceratiini	*Proceratium*	6	2
		Discothyrea	8	2
	Ectatommini	*Acanthoponera*	5	2
		Heteroponera	13	3
		Paraponera	1	1
		Ectatomma	12	8
		Gnamptogenys	65	37
	Odontomachini	*Odontomachus*	26	16
		Anochetus	23	10
	Thaumatomyrmecini	*Thaumatomyrmex*	2	1
	Ponerini	*Cryptopone*	1	0
		Centromyrmex	3	2
		Dinoponera	8	2
		Leptogenys	38	7
		Hypoponera	35	15
		Belonopelta	2	1
		Simopelta	8	1
		Pachycondyla	51	44
			378	171

Tabla 1. Subfamilias, tribus, géneros y especies de las hormigas cazadoras de la región Neotropical y Colombia (Modificado de Fernández, 1990 y Hölldobler & Wilson, 1990).

de Ectatommini se ha considerado a *Ectatomma* y *Paraponera* vástagos tempranos dentro de la tribu, desarrollados en Suramérica (Brown, 1958), paralelamente con otros grupos de ectatominos. Lattke (com. pers.) agrupa a *Ectatomma* con *Gnamptogenys,* género existente en todos los trópicos excepto Africa y *Rhytidoponera* (Australia), dentro de su análisis cladístico de la tribu, que puede cambiar mucho la "filogenia" tradicional del grupo.

BIOLOGIA. Es un género ecológicamente muy amplio, con especies que nidifican en el suelo de diferentes ambientes, incluso urbanos. Forrajean en los estratos epígeo y arbustivo por artrópodos, no despreciando carroña, frutas caídas, líquidos azucarados, nectarios extraflorales y secreciones de homópteros. Aunque forrajean solitariamente pueden presentar "forrajeo en par" y a veces "forrajeo en masa" ajustado al polietismo de la colonia. Sus nidos presentan huéspedes y parásitos; las obreras son objeto de imitación por parte de arañas y chinches.

Para cada especie se presenta la biología, además de las observaciones originales recopiladas.

Clave para las especies de *Ectatomma* en Colombia

(Obreras; traducida y adaptada de Kugler & Brown, 1982:8)

1a. Cuerpo uniformemente estriado; clípeo sin carina media distinta; tierras bajas de Colombia .... ***E. quadridens***

1b. Cuerpo con esculturas muy diversas; clípeo con carina media distinta **2**

2a. Abertura del espiráculo propodeal en forma de hendidura (4 o más veces más largo que ancho); espacio entre el ojo compuesto y la carina frontal opaco, estriado fina y longitudinalmente, con rugosidades oblicuas sin interespacios cóncavos y brillantes . 3

2b. Abertura del espiráculo propodeal elíptica u oval (menos de 4 veces más largo que ancho); espacio entre el ojo y la carina frontal con 4 a 8 rugosidades separando interespacios amplios, profundos y más o menos brillantes 4

3a. Vertex detrás y entre los ojos con un par de dientes prominentes o tubérculos subpiramidales; espacio entre el ojo y la carina frontal con rugosidades oblicuas; eminencia media del pronoto alta, alzándose sobre el mesonoto y con su ápice notablemente truncado (Fig. 1A); Meta .... ***E. opaciventre***

3b. Vertex sin tubérculos o dientes; espacio entre el ojo y la carina frontal estriado longitudinalmente; eminencia media del pronoto baja, al mismo nivel de la superficie mesonotal; Amazonas ...... ***E. lugens***

4a. Pronoto con eminencia media inexistente o débilmente diferenciada; tubérculos o ángulos humerales dorsolaterales obsoletos; Valle, Meta .... ***E. edentatum***

4b. Pronoto con una eminencia media bien diferenciada y al menos un pequeño par de dientes o ángulos humerales dorsolaterales 5

5a. Nudo del pecíolo, visto de lado, bajo y grueso, subtriangular, con un ápice redondeado y los declives anterior y posterior convergentes notablemente hacia arriba; dientes laterales del pronoto frecuentemente más prominentes que la eminencia media (Fig. 1B); color usualmente café amarillo con algunos ejemplares café rojizo; tierras bajas del país .... ***E. tuberculatum***

5b. Nudo del pecíolo, visto de lado, alto y delgado, al menos la mitad superior con las caras anterior y posterior verticales y subparalelas, o aún cóncavas; diente lateral pronotal pequeño o menos prominente que la eminencia media; color café rojizo o casi negro 6

6a. Cabeza en vista frontal con las esquinas posteriores notoriamente anguladas (Fig. 2B); ancho de la cabeza a través de los ojos 2mm o más; tierras bajas del occidente Colombiano .... ***E. goninion***

6b. Cabeza en vista frontal con las esquinas posteriores redondeadas; ancho de la cabeza, a través de los ojos, inferior a 2mm 7

7a. Eminencia media y dientes laterales del pronoto bien desarrollados, prominentes y de borde agudo; dientes propodeales delgados, más largos que el orificio del espiráculo propodeal (Fig. 2C) .... ***E. confine***

7b. Eminencia media del pronoto bien desarrollada o no, pero sin el borde agudo en el ápice anterior; dientes laterales menos prominentes, usualmente rectangulares a escasamente agudos vistos de lado o de frente; dientes propodeales triangulares y no más largos que el orificio del espiráculo propodeal (Fig. 3); tierras bajas y medias del país . ***E. ruidum***

Ectatomma confine Mayr 1870: 397

LOCALIDAD TIPO: "Nueva Granada" (Sin localidad específica)

DISTRIBUCIÓN Y OBSERVACIONES. No existe una localidad específica de esta especie, que Brown (1958: 2) supone de alguna parte de Colombia o Panamá; posteriormente Kugler y Brown (1982: 2) examinan y corrigen algunos datos de su distribución. *E. confine* es muy semejante a *E. ruidum*, tanto que podría tratarse de una variante de esta especie (Kugler & Brown, 1982), y sinonimizarse en un futuro (Brown, com. pers.). Hasta el momento no se ha encontrado ningún ejemplar del género en ninguna colección que concuerde con la descripción de *E. confine*.

Ectatomma edentatum Roger 1863: 173

Sinonimia (Kugler & Brown, 1982:4):

LOCALIDAD TIPO: "Estados del río de la Plata" (Kempf, 1972)

MATERIAL EXAMINADO: META: 8 obreras, RNN La Macarena, Caño La Curía, 580m., bosque de galería, *F. Fernández* leg., 1-OCT-86, CIFF, MHN.
Distribución. Meta y Valle, Fig. 4

OBSERVACIONES. nidifica bajo el suelo (estrato hipógeo), y forrajea en el estrato epígeo. Parece preferir el ecotono (borde del bosque); globalmente es escasa. Biología desconocida (Lachaud, com. pers.). Esta especie es muy variable y parece hacer parte de una morfoclina desde Centroamérica y el Caribe hasta la Argentina.

Ectatomma goninion Kugler & Brown 1982: 5

LOCALIDAD TIPO: Finca Los Guaduales, 760m. Río Torito, 10 Km SW de San José del Palmar, cerca del borde SE del departamento.

MATERIAL EXAMINADO: CAUCA: 8 obreras, PNN Isla Gorgona, 0m., suelo, *M. Mendoza* leg., 1-MAR-86, CIFF, ICA, MHN, IZA; 2 obreras, PNN Isla Gorgona, 0m, en trampa barber, *G. Andrade* leg., MHN; 1 obrera, PNN Isla Gorgona, 10m, R. Gutiérrez., 3MAR-86, CIFF; 6

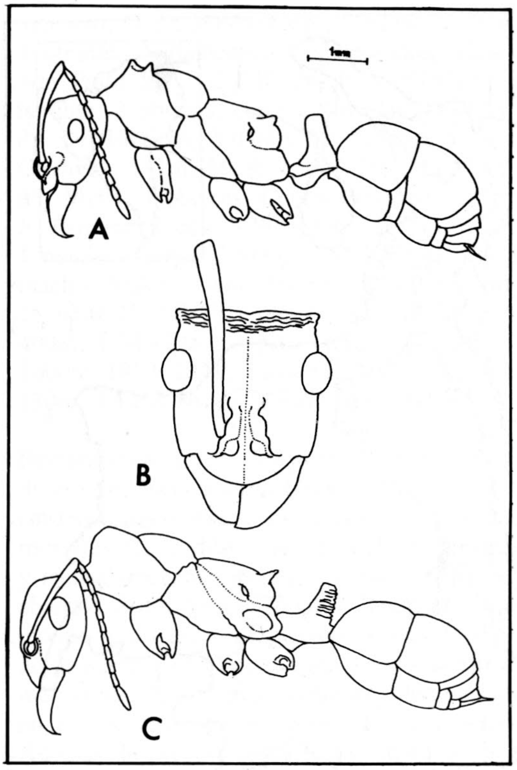

Figura 2A. *Ectatomma ruidum,* vista lateral obrera; B. *E. goninion,* vista frontal; C. *E. confine,* vista lateral obrera.

obreras, PNN Isla Gorgona, 300m, Tres Cruces, 1-MAY-78, UDV.

DISTRIBUCIÓN Y OBSERVACIONES. CHOCO y CAUCA (Fig. 4). Forrajea en el estrato epígeo (hojarasca); es la única *Ectatomma* de la Isla Gorgona y su presencia en el continente es muy escasa, aunque se conoce hasta el Ecuador (Brown, com. pers.)

Ectatomma lugens Emery 1894: 144

LOCALIDAD TIPO: Brasil, Pará, Belem (Kempf, 1972: 104)

DISTRIBUCIÓN Y OBSERVACIONES. AMAZONAS. Especie confinada al valle del río Amazonas (Kugler & Brown, 1982) y de biología desconocida.

Ectatomma opaciventre Roger 1861: 169
Sinonimia (Kempf, 1972: 105)

LOCALIDAD TIPO: América del Sur (sin localidad específica)

MATERIAL EXAMINADO: META: RNN La Macarena, caño La Curía, 500m, en sabana, *F. Fernández* leg., 1-OCT-86, CIFF, MHN, ICA, IZA; 6 obreras, RNN La Macarena, caño La Curía, 580m, sabanas, 4-MAR-87, CIFF, MHN.

DISTRIBUCIÓN Y OBSERVACIONES. META (Fig. 4). Primer registro para Colombia; se conocía desde el Valle del Amazonas hasta Argentina (Kempf, 1972). Esta especie nídifica bajo el suelo y forrajea en el estrato epígeo siempre en lugares abiertos y secos, como sabanas. Parece ser la única especie en la subfamilia con hábitos xerófilos.

Ectatomma quadridens (Fabricius 1793: 362)
Sinonimia (Kempf, 1972: 105):

LOCALIDAD TIPO: Guyana Francesa, Cayenne (Rempf, 1972)

MATERIAL EXAMINADO: AMAZONAS: 1 obrera, Leticia, 300 m, 20-MAR-46, MHN; 12 obreras, Araracuara, *R. Restrepo* leg., 21-AGO-77, MHN; 3 obreras, La Chorrera, Igara-Paraná, *J. M. Idrobo* leg., 1-FEB-87, MHN; 30 obreras, PNN Amacayacu, bosque de várzea, *F. Fernández* leg., 17-SEPT-87, CIFF; 11 obreras, PNN Amacayacu, Río Cotuhé, Caño Lorena, *F. Fernández* leg., 6-AGO-98, CIFF. CAQUETA: 1 obrera, Araracuara (parte del Caquetá), sabana, *F. Fernández* leg., 15-SEPT-88, CIFF. CUNDI-

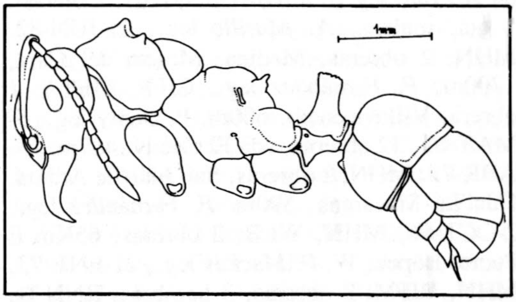

Figura 3. *Ectatomma quadridens,* vista lateral obrera.

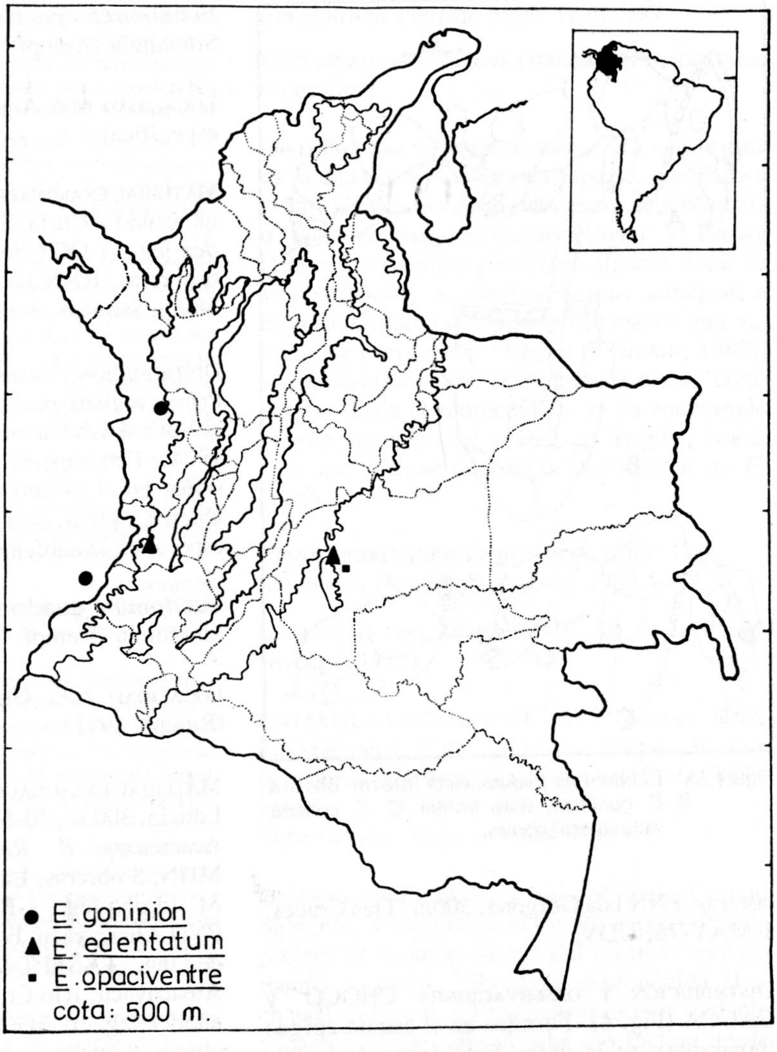

Figura 4. Distribución de *E. goninion, E. edentatum* y *E. opaciventre.*

NAMARCA: 1 obrera, La Vega, río Upía, *I. de Arévalo* leg., 22-ABR-71, MHN; 1 macho, Viotá. maleza, *A. Murillo* leg., 25-JUN-82, MHN; 2 obreras, Medina, Meseta del Cura, 1700m, *F. Fernández* leg., CIFF. META: 1 obrera, Villavicencio, 600m, P. Saray leg., 5-MAY-85, 12 obreras, vda El Cocuy, 467m, 23-ABR-78, MHN; 2 obreras, San Juan de Arama, Hda La Macarena, 590m, *F. Fernández* leg., 2-OCT-86, MHN, WLB; 2 obreras, 65Km E Puerto López, *W. P. Mackay* leg., 21-ENE-73, MHN, WPM; 2 obreras, 3 hembras, RNN La Macarena, Caño La Curía, 580m, *F. Fernández* leg., 9-JUL-86, MHN; 2 obreras, Acacías, vda San José, 630m, 7-DIC-85, MHN; 3 obreras, río Ocoa, *L. Ritcher* leg., 3-DIC-50, MHN; 1 macho, Puerto López, Alto Menegua, 300m, 17-ABR-84, *M. Carvajal* leg., MHN; 1 ginecoide, Acacías, vda San Jorge, 660m, *C. López*leg., 4-DIC-86, MHN; 11 obreras, Vistahermosa, Refugio El Chorro, 380m, *F. Fernández* leg., CIFF; 4 obreras, La Uribe, 720m, *F. Fernández* leg., 30-NOV-87, CIFF; 7 obreras, Mesetas, El Piñal, *F. Fernández* leg., 22-NOV-87, MHN, CIFF; 13 obreras, Mesetas, Jardín de las Peñas, 780m, *F. Fernández* leg., CIFF; 1 obrera, Villavicencio, *O. D. Jiménez* leg., 1-NOV-73, ICA; 4 obreras, Villavicencio, en marañón, *Henry von Prahl leg.,* 12-DIC-71, ICA. SUCRE: 1 hembra, 3 obreras, cerca a Sincelejo, 1-NOV-89, INDERENA. VICHADA: 1 obrera, Centro Gaviotas, 171m, *M. R. García* leg., 12-MAY-85, MHN; 4 obreras, Centro Gaviotas, 171m, *F. Fernández* leg., 1-NOV-89, CIFF. VALLE: 1 macho, Corea, 2200m, 1-FEB-84, UDV; 1 macho, Villacarmelo, 1600m, *A. Castro* leg., 15-ABR-75, UDV; 1 obrera, Bajo Anchicayá, 400m, 1-MAR-83; 1 ginecoide, Cali, cultivo, 1000m. 1973, UDV; 1 macho, Bajo Anchicayá, 430m. 1-FEB-86, *G. Bermeo* leg., UDV.

DISTRIBUCIÓN. Tierras bajas de Colombia y Cordillera Andina no más arriba de 1600m (Fig. 5).

OBSERVACIONES. Esta especie es ecológicamente muy flexible, nídifica bajo el suelo en bosques y menos frecuentemente en sabanas y espacios abiertos. Sus nidos son simples, con bajas poblaciones y de gran adaptación, acomodándose desde tierras muy blandas hasta piedras lateríticas muy duras. Las obreras forrajean solitariamente en los estratos epígeo (hojarasca) y arbóreo. Además de presas, busca restos de animales y vegetales, consume nectar extrafloral y atiende homópteros, especialmente Membraciodae. Durante un tiempo suscitó el interés público por su predación sobre *Elorya noyesi* (Lymantridae), polilla plaga de los cultivos de coca en la Amazonía. Esta especie prospera discretamente en los ambientes intervenidos por el hombre.

Los pocos estudios en esta especie indican un débil cuidado de los huevos (comparado dentro de *Ponerinae*), estabilidad relativa de algunas categorias comportamentales y ciertas estrategias de explotación del medio, como en *E. tuberculatum* (Rubin et al, 1989).

Ectatomma ruidum Roger 1861: 306

Sinonimia (Kempf, 1972: 105):

LOCALIDAD TIPO: Brasil (sin loc. esp.)

MATERIAL EXAMINADO: AMAZONAS: 1 obrera, corregimiento de Buenos Aires, L. *F. Mendoza* leg., 16-JUL-87, CIFF; 10 obreras, PNN Amacayacu, BP, trocha desde caño Mata Mata hasta río Amacayacu, aprox. 250m, *F. Fernández* leg., 24-SEPT-88, CIFF; 1 obrera, PNN Amacayacu, *A. Medina* leg., 1-SEPT-89, CIFF; 3 obreras, PNN Amacayacu, río Cotuhé, Caño Lorena, *F. Fernández* leg., 18-AGO-90, CIFF; 1 obrera, resguardo Yucuna, río Mirití-Paraná (afluente del río Caquetá), *F. Fernández* leg., 8-AGO-84, CIFF. ANTIOQUIA: 8 obreras, Cocorná, La Veta, *F. Fernández* leg., CIFF; 1 obrera, San Jerónimo, en cacao, *C. Carmona* leg., 28-FEB-58, ICA; 1 obrera, ca., Medellín, UDA, MAHN; 1 obrera, Maripí, Guadalito, 1440m, 27-ABR-79, MHN. CORDOBA: 14 obreras, Cereté, *G. Mejía* leg., 1-MAR-88, ICA. CUANDINAMARCA: 1 obrera, Villeta, *R. Restrepo* leg., 20-ABR-68, MHN; 10 obreras, La Palma, Utica, *I. de Arévalo* leg., 28-OCT-77, MHN; 1 obrera, Pacho, hacia la Palma Km 84, *I. de Arévalo* leg., 28-OCT-77, MHN; 3 obreras, Villeta, *I. de Arévalo* leg., 29-OCT-77, MHN; 2 obreras, Supatá, *F. Mosquera* y *L. Núñez* leg., 23-OCT-75, ICA; 9 obreras, Anapoima, *I. Zenner* leg., 14-ABR-82, ICA. CHOCO: 1 obrera, Riosucio, Tilupo, *H. Echeverry* leg., 31-MAR-78, MHN; 5 obreras, Golfo de Urabá, *R. Gutiérrez* leg., 5-JUN-87, CIFF, MHN. HUILA: 10 obreras, Neiva, *W. P. MacKay* leg., 21-MAR-74, MHN, WPM. MAGDALENA: 18 obreras, PNN Tayrona, Cañaveral, 50m, *R. Ospina* leg., 23-JUN-87, CIFF, MHN; 5 obreras, entre Arrecife y Pueblito, trocha, *F. Fernández* leg., 25-AGO-87, CIFF; 3 obreras, mpio Santa Marta, vda Córdoba, *F. Fernández* leg., 14-DIC-90, CIFF, INDERENA; 2 obreras, vía a Minca, 400m, *F. Fernández* leg., 16-DIC-90, INDERENA; 3 obreras, PNN Tayrona, *J. Longino & P. S. Ward*leg., 8-JUL-86, PSW, MHN. META: 40 obreras RNN La Macarena, San Juan de Arama, entre la Curía y el río Guejar, 580m, *F. Fernández* leg., CIFF, ICA, MHN, WPM; 1 obrera, Villavicencio, La libertad, en base de palma Africana, *R. Restrepo* leg., 6-ENE-83, MHN; 4 obreras, Puerto López, Menegua, 280m, *G. Castaño* leg., 12-ABR-84, MHN. VICHADA: 15 obreras, Centro Gaviotas, 171m, *F. Fernández* leg., 15-OCT-89, CIFF. VALLE: 2 obreras, Cali, 1000m, *O. L. Cárdenas* leg., CIFF, MHN; 1 obrera, Buga, *W. P. MacKay* leg., 14-NOV-74, MHN, WPM; 1 ginecoide, Palmira, *B. Losada* leg., 11-ABR-

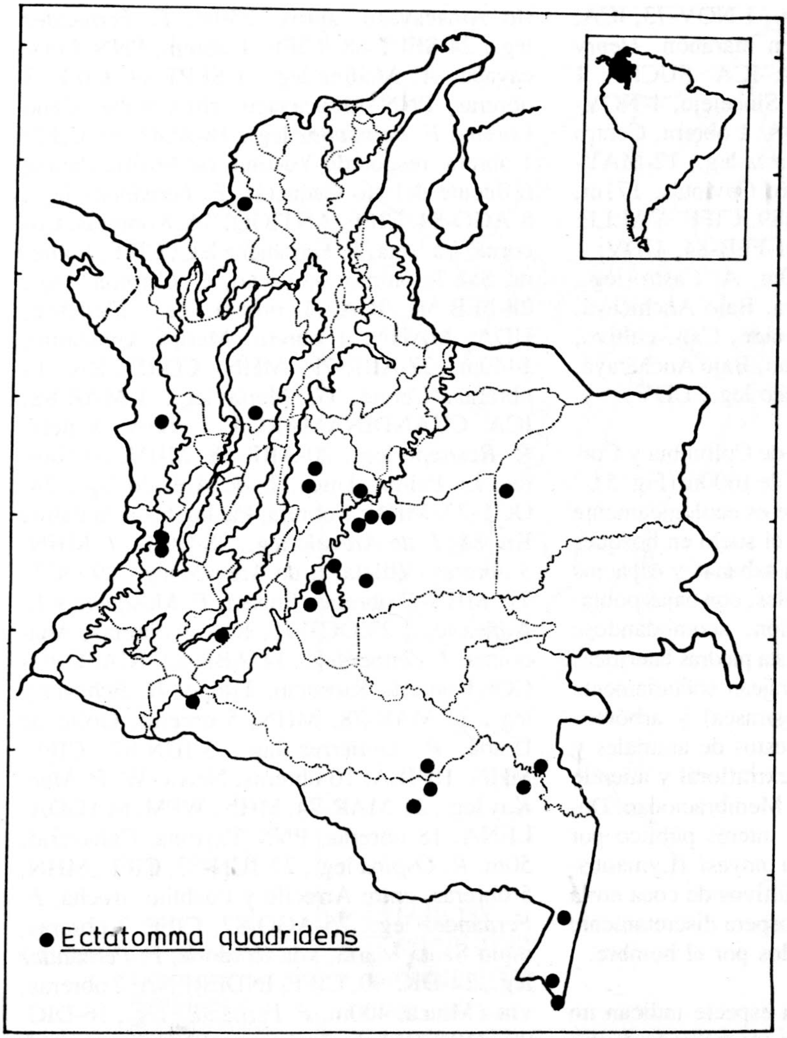

Figura 5. **Distribución de *E. quadridens*.**

45, ICA; 8 obreras, Palmira, *F. Chavez* leg., ICA; 3 obreras, Medio Calima, *W. P. MacKay* leg., JUL-88, WPM; 1 obrera, cerca a Cali, CIAT. SANTANDER: 2 obreras, Piedecuesta, S. del Sur, *J. Caballero* leg., 2-OCT-78, MHN; 3 obreras, Landazuri, Las flores, 540m, *O. Pinto* leg., 21-OCT-80, MHN; 14 obreras, El Zuila, S. del Norte, *I. Zenner* leg., 1-MARZ-85, ICA; 31 obreras, Cimitarra, *I. Zenner* leg., 11-OCT-89, ICA. SUCRE: 8 obreras, cerca a Sincelejo, 1-OCT-89, INDERENA. TOLIMA: 45 obreras, Armero, 421m, 1-ABR-36, ICA; 2 obreras, *Espinal, M. Revelo* leg., 1-ABR-60, ICA; 18 obreras, Armero, 400m, *C. Carmona* leg., 28-JUN-50, ICA.

Distribución. Tierras bajas y medias de Colombia (Fig. 6) alcanzando los 1500m.

Observaciones. Nídifica bajo el suelo, preferiblemente en el bosque. Forrajeo epígeo (hojarasca) y rara vez subarbóreo. Búsqueda solitaria de artrópodos, restos orgánicos (origen vegetal y animal) y líquidos. Prospera en ambientes alterados por el hombre, e incluso en ambientes urbanos. En presencia de *E. quadridens* y *E. tuberculatum* parece limitarse al forrajeo epígeo.

E. ruidum es una de las especies de cazadoras más estudiada en el mundo (Lachaud, com. pers.). Sus nidos son hipógeos, con una entrada y varias galerías (Weber, 1946); pueden encontrarse asociadas a cacaotales y cafetales (Lachaud & Valenzuela, 1982) así como zonas secas, semidesérticas, inundables, herbazales, sabanas, bosques secundarios, bosques de galería, y ambientes urbanos (Weber, 1946; Castaño, 1983; Levings & Franks, 1982; Lachaud y Valenzuela, 1982; Lattke, com. pers.). Se ha observado en esta especie reclutamiento adaptable (Fresneau et al, 1982; Lachaud, 1984), fidelidad al territorio individual de colecta y uso de pistas temporales (Lachaud et al, 1984), reclutamiento por acción selectiva (Lachaud, 1985), entre otros aspectos. Su dieta es muy variada incluyendo artrópodos, carroña y robo (Castaño, 1983), larvas y adultos de insectos plaga (Lachaud & Valenzuela, 1982), restos vegetales (López & Lachaud, 1983), nectarios florales y extraflorales (Weber, 1946), azúcares y harinas (Castaño, 1983) y secreciones de homópteros como *Saissetia olae* en cítricos o *Toxoptera aurantii* en cacaoteros, donde es plaga (Lachaud & Valenzuela, 1982). Métodos especiales (Corbara et al, 1986; 1988) han incrementado el estudio de la etología de esta hormiga permitiéndose saber que la organi-

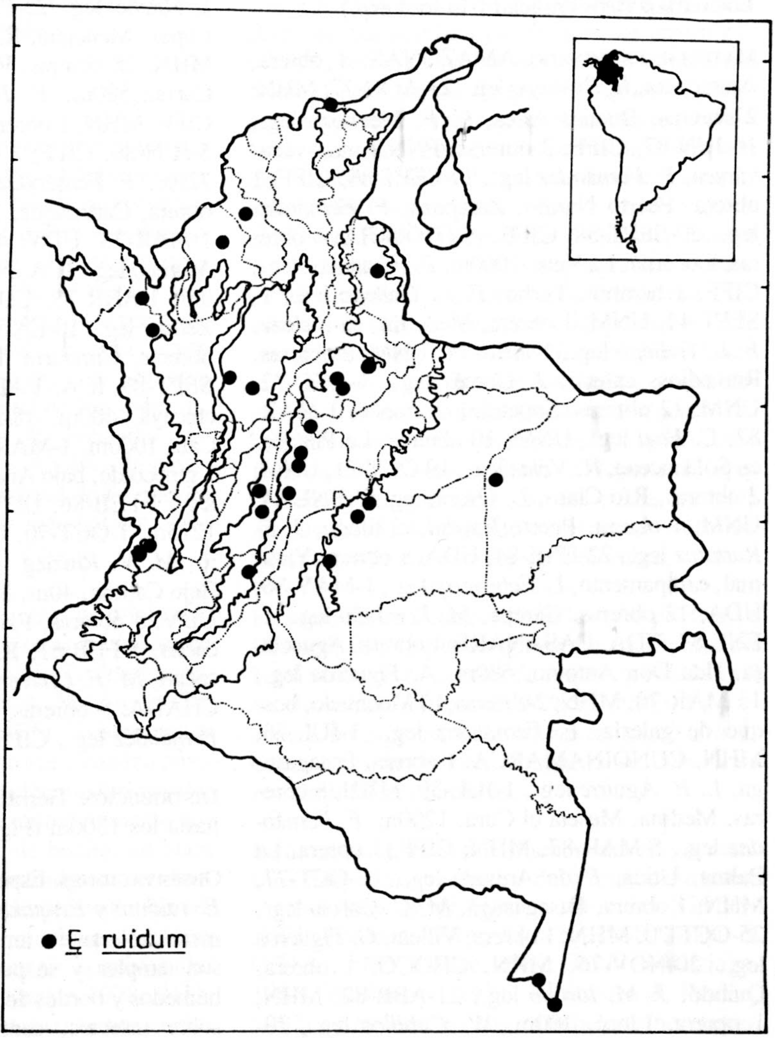

Figura 6. Distribución de *E. ruidum.*

zación social madura tempranamente (Corbara et al, 1986) en las colonias con reclutamiento adaptable (Fresneau et al, 1982) y polietismo en el desarrollo (Lachaud & Fresneau, 1987). Los nidos de **E. ruidum** pueden sobreponerse territorialmente (Levings & Franks, 1982), y pueden ser defendidos intensamente a corto término (Levings & Traniello, 1981). Se han encontrado gusanos parásitos (*Mermis*) que producen obreras anormales (Wheeler, 1910; Weber, 1946).

Ectatomma tuberculatum (Olivier 1791: 498) Sinonimia (Kempf, 1972:105):

LOCALIDAD TIPO: Trinidad (sin loc. esp.)

MATERIAL EXAMINADO: AMAZONAS: 1 obrera, Araracuara, *R. Restrepo* leg., 21-AGO-77, MHN; 2 obreras, Buenos Aires, *L. F. Mendoza* leg., 16-JUN-87, CIFF; 2 obreras, PNN Amacayacu, várzea, *F. Fernández* leg., 17-SEPT-88, CIFF; 1 obrera, Puerto Nariño, Zaragoza, *F. Fernández* leg., 20-SEPT-88, CIFF. ANTIOQUIA: 4 obreras, Cocorná, La Veta, 1000m, *F. Fernández* leg., CIFF, 1 hembra, Turbo, *F. L. Gallego* leg., 1-SEPT-42, UNM; 1 obrera, Medellín, en maleza, *F. L. Gallego* leg., 1-ABR-74, UNM; 2 obreras, Remedios, cafetal, *J. Garcés* leg., 1-AGO-72, UNM; 12 obreras, Sopetrán, en tronco, 1-MAR-87, *C. Leal* leg., UNM; 10 obreras, La Pintada, en Solanaceae, *R. Vélez* leg., 19-OCT-71, UNM; 2 obreras, Río Claro, *L. Osorio* leg., 5-ENE-84, UNM; 1 obrera, Puerto Raudal, el limón, *J. E. Ramírez* leg., 22-ENE-84, UDA; 1 obrera, Yarumal, campamento, *L. Echeverry* leg., 1-MAY-86, UDA; 12 obreras, Carepa, *M. Londoño* leg., 1-ENE-87, UDA. CASANARE: 1 obrera, Aguaclara, Hda Don Antonio, 680m, *A. Figueroa* leg., 15-MAR-70, MHN; 2 obreras, El Mochuelo, bosque de galería, *F. Fernández* leg., 1-JUL-76, MHN. CUNDINAMARCA: 1 obrera, Fusagasugá, *L. E. Aguirre* leg., 1-JUL-39, MHN; 8 obreras, Medina, Meseta el Cura, 1200m, *F. Fernández* leg., 5-MAR-87, MHN, CIFF; 1 obrera, La Palma, Utica, *I. de Arévalo* leg., 27-OCT-77, MHN; 1 obrera, Fusagasugá, *M. C. García* leg., 25-OCT-70, MHN; 1 obrera, Villeta, *G. Figueroa* leg., 20-NOV-76, MHN. CHOCO: 1 obrera, Quibdó, *J. M. Idrobo* leg., 21-ABR-82, MHN; 1 obrera, Lloró, 100m, *W. Cubillos* leg., 20-MAR-88, MHN, CIFF; 6 obreras, San José del Palmar, vda La Selva, Finca El Topacio, 700m, *O. Montenegro* leg., 8-AGO-88, MHN, CIFF; 1 obrera, Yuto, en maleza, *Saldarriaga* leg., 1-SEPT-83, UNM; 1 obrera, Quibdó, en maleza, *R. Vélez* leg., 1-SEPT-83, UNM; 8 obreras, Andagoya, 100m, 29-JUL-40, ICA. MAGDALENA: 1 obrera PNN Tayrona, Cañaveral, 50m, *F. Fernández* leg., 23-JUN-87, CIFF, MHN; 10 obreras, Ciénaga, *I. Zenner* leg., 1-OCT-86, ICA; 1 obrera, Minca, 600m, *F. Fernández* leg., 11-DIC-90, CIFF. META. 1 obrera, Cumaral, *W. P. Mackay leg., 23-DIC-73, MHN, WPM; 30 obreras, Caño Grande, río Guayuriba, 500-700m, L. Ritcher* leg., 23-FEB-41, MHN; 7 obreras, Pto López, Menegua, *R. Restrepo* leg., 14-ABR-84, MHN; 28 obreras, RNN La Macarena, Caño La Curía. 580m, *F. Fernández* leg., 25-DIC-86, CIFF, MHN; 1 obrera, Apiay, *F. Fernández* leg., 5-JUN-86, CIFF; 3 obreras, Mesetas, La Uribe, 720m, *F. Fernández* leg., 30-NOV-87, CIFF; 1 obrera, Carimagua, 30Km S El Porvenir, 200m, 1-MAR-78, UDV; 4 obreras, Puerto López, *C. Moreno* leg., ICA. NARIÑO: 1 obrera, Iscuandé, 0m, 1-ABR-75, UDV; 30 obreras, Tumaco, *I. Zenner* leg., 10-ENE-86, ICA. SANTANDER: 2 obreras, Cimitarra, Paraíso, *I. Zenner* leg., 13-SEPT-89, ICA. VALLE: 1 ginecoide, C. H. Anchicayá, 400m, 18-ABR-80, UDV; 2 obreras, Cali, 1000m, 1-MAR-83, *C. Murillo* leg., UDV; 1 ginecoide, bajo Anchicayá, 430m, *M. L. Baena* leg., 1-FEB-86, UDV; 1 obrera, 5Km S Dagua, 1225m, 1-OCT-70, UDV; 1 obrera, Loboguerrero, *M. V. Ruiz*leg., 1ABR-85, UDV; 1 obrera, Bajo Calima, 40m, *M. V. Ruiz* leg., 5-MAY-85, UDV; 3 obreras, Palmira, *J. M. Idrobo* leg., en cacao, 8-FEB-61, ICA; 6 obreras, Palmira, en cacao, *M. F. Chavez* leg., 18-JUL-62, ICA. VICHADA: 8 obreras, Centro Gaviotas, 171m, *F. Fernández* leg., CIFF.

DISTRIBUCIÓN. Tierras bajas y medias de Colombia hasta los 1300m (Fig. 7).

OBSERVACIONES. Especie con biología parecida a *E. ruidum* y *E. quadridens,* aunque tienden a ser menos tolerante a ambientes alterados. Los nidos son simples y se pueden encontrar en bosques húmedos y bordes de sabanas. Las obreras predan sobre insectos, centípodos y otros artrópodos

(Castaño, 1983) recurriendo también a nectarios extraflorales de *Inga*. Explotan membrácidos y áfidos por sus secreciones azucaradas, como *Toxoptera aurantii* (López & Lachaud, 1983). El medio ambiente influye en su etología (Champalbert, 1985, 1986a, 1986b), especialización temprana (Fresneau & Lachaud, 1984; Lachaud & Fresneau, 1987) y desarrollo del ovario relacionado con el polietismo. *E. tuberculatum* es imitada por arañas (Reiskind, 1977), por *Cardiocephala myrmex* Schiner (Weber, 1946) y un chinche de la familia Alydidae (Sisson, 1980). Al parecer *Crematogaster limata* (Formicidae: Myrmicinae) puede ser un agente cleptobiótico para *E. tuberculatum* mostrando un posible caso de parasitismo social (Wheeler, 1986).

Discusión

Ectatomma es uno de los géneros más comunes de hormigas cazadoras en la región neotropical y uno de los que más está siendo estudiado ecológica y etológicamente De las 12 especies revisadas por Kugler y Brown (1982), *E. gibbum* está confinada a Centro América, *E. planidens* y *E.muticum* a Brasil, *E. permagnum* a Brasil y Argentina, *E. goninion* al NW de los andes, *E. opaciventre* (registrada en este trabajo por primera vez para Colombia) a la vertiente oriental de los andes; *E. quadridens* a Sur América, y *E. edentatum, E. tuberculatum* y *E. ruidum* a la América tropical. *E. confine* parece ser una variante de *E. ruidum* (Kugler & Brown, 1982) y lo más posible es su sinonimización (Brown, com. pers.).

Ectatommini es una tribu antigua y ha originado, o por lo menos está cerca, a otras tribus dentro de Ponerinae como *Proceratiini, Typhlomyrmecini y Platythyreini* (Brown & Nutting, 1950; Brown, 1954, 1958, 1965, 1975). Existen varios fósiles reconocidos que señalan que esta tribu prosperaba ya en el Oligoceno en el hemisferio norte, donde actualmente está casi completamente ausente (Brown, 1958, 1973); de hecho, un buen número de características morfológicas en obreras y machos, así como el fósil intermedio *Agroecomyrmex* coloca a Ectatommini con la línea evolutiva de la cual pudo surgir la subfamilia Myrmicinae (Brown, 1958; Kugler, 1978, 1979, com. pers.; Wilson. 1971). A juzgar por su distribución, *Ectatomma* se originó en Suramérica durante el terciario, probablemente después del Eoceno medio (hace unos 50 m. de a.) época en la cual Suramérica comenzaría a estar aislada del resto del mundo (Cox & Moore, 1985). Este largo aislamiento (hasta fines del Plioceno) favoreció el surgimiento de muchos otros grupos de hormigas cazadoras en el continente (Fernández, 1990); *Paraponera,* otro ectatomino endémico, ya se conocía desde el Mioceno temprano (Wilson, 1985).

Puesto que las especies de *Ectatomma* no prosperan a grandes alturas es factible que especies como *E. edentatum, E. tuberculatum* y *E. ruidum,* de tan amplia distribución, se hayan expandido tempranamente por todo el continente hasta el norte, antes de que los Andes se constituyera en una barrera geográfica. Su expansión hacia Centroamérica pudo desarrollarse después del restablecimiento del puente mesoamericano, a fines del Plioceno, hace unos 5 m. de a. (Cox & Moore, 1985). Después del pleno surgimiento de los Andes como barrera geográfica (Jenks, 1956) pudieron originarse, por aislamiento, *E. gibbum* en Centro América y *E. goninion* en la franja húmeda del NW de Suramérica (Chocó al Ecuador). El oriente de los Andes, probablemente en el Valle del río Amazonas ha permitido la génesis de las demás especies (*E. planidens, E. muticum, E. permagnum, E. lugens, E. opaciventre* y *E. qudridens*) de las cuales tan sólo *E. quadridens* ha logrado penetrar los valles interandinos hasta el norte de Colombia.

La ausencia de *Ectatomma* en las islas del Caribe (Kempf, 1972) puede deberse a una temprana separación de estas islas de América continental en el terciario temprano (Wilson, 1988). La presencia de algunas *Ectatomma* en algunas islas como Trinidad e Isla Margarita se debe a su proximidad al continente.

Se ha documentado la influencia del clima, cambios florísticos y refugios del Pleistoceno sobre muchos taxa de vegetales y animales (Gentry, 1982; Haffner, 1969; Lynch, 1988; Mayr & O'Hara, 1986; Prance, 1982; Uhl & Saldarriaga, 1986; Vuillemier, 1971; Whitmore & Prance, 1987), y aunque no hay estudios de hormigas, parecen existir algunas correlaciones por lo menos en géneros como *Gnamptogenys* (Ectatommini, Lattke, com. pers.). No hay estudios que permitan establecer cualquier tipo de influencia de tales refugios sobre las especies de *Ectatomma,* aunque podría especularse que la única especie habituada a lugares secos y abiertos, *E. opaciventre,* pudo haberse originado durante la época de expansión de sabanas en Suramérica en el Pleistoceno.

La abundancia de *Ectatomma* en la región se explica, paralelamente a su larga historia, por su amplia flexibilidad ecológica y comportamental, que le permite, en conjunto, explotar más eficazmente los sustratos de nidificación y forrajeo. La dieta omnívora en este género sin duda le ha abierto más opciones de expansión dentro de la subfamilia, de hábitos esencialmente predadores. El forrajeo cooperativo, aunque rudimentario, unido a la capacidad de prosperar en ambientes alterados, hace de este género el más común en los climas cálidos, cuya importancia ecológica y económica apenas ahora está comenzando a estimarse.

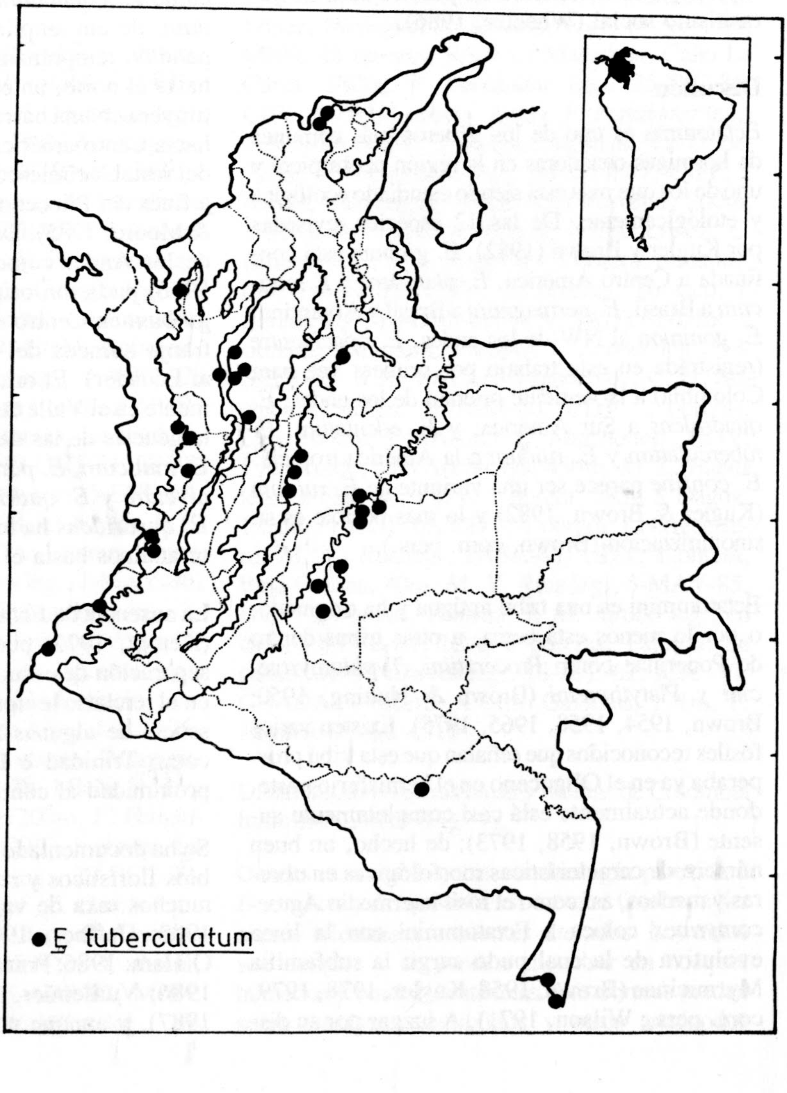

Figura 7. Distribución de *E. tuberculatum.*

Agradecimientos

Este trabajo ha sido posible gracias a la invaluable cooperación de muchas personas y entidades a las cuales doy mí reconocimiento: Dr. William P. Mackay (University of Texas at El Paso), Dra. Isabel S. de Arévalo, Rubén Restrepo y Rodrigo Bernal (Instituto de Ciencias Naturales, Universidad Nacional de Colombia), Dr. William L. Brown Jr. (Universidad de Cornell), Dra. Ingeborg Zenner (ICA), Prof. Martha Hernández y Rosario Manzano (UDV), Martha Lucía Baena (Cali), Dr. Raúl Vélez (UNM), Francisco Castaño (Buga), Dr. Charles Kugler (University of Radford), Dr. Phillip S. Ward (University of California at Davis), Dr. Jean P. Lachaud (Université París XIII), Dr. Carlos R. F. Brandao (Universidade de Sao Paulo), John Lattke (IZA), y mis amigos y colegas de la Universidad Nacional, INDERENA, Centro de Estudios Sociales y otras instituciones. Agradezco a Edgard Palacio, estudiante de Biología, por las ilustraciones y la mecanografía. Dedico este trabajo a la sinfonía No. 4 "Romántica" de Anton Bruckner (1824-1896).

Literatura citada

Brandao C.R.F. 1990. Phylogenetic, Biogeographic, and Evolutionary inferences from the description of an Early Cretaceous South American Myrmeciinae 11th International Congress IUSSI, India.

Brown W.L. Jr. 1954. Remarks on the internal phylogeny and subfamily classification of the family Formicidae. *Insec. Soc.* 1: 21-31.

—— 1958. Contributions toward a reclassification of the Formicidae. II. Tribe Ectatommini. *Bull. Mus. Comp. Zool. 118(5): 176-362.*

—— *1968. Contributions toward a reclassification of the Formicidae. III. Tribe Amplyoponini. Bull. Mus. Comp. Zool.* 122 (4): 145-230.

—— 1965. Contributions toward a reclassification of the Formicidae. IV. Tribe Typhlomyrmecini. *Psyche,* 72: 65-78.

—— 1973. A comparison of the Hylean and Congo-West African rain forest ant faunas, pp. 161-185. *In: Tropical Forest Ecosystem in Africa and South America: A comparative review,* Eds. B. J. Meggers, E. S. Ayessu & W. D. Duckworth. Smithsonian Institution Press, Washington, D.C.

—— 1975. Contributions toward a reclassification of the Formicidae. V. Ponerinae, Tribes Platythyreini, Cerapachyni, Clindromyrmecini, Acanthostichini and Aenictogini. *Search Agriculture,* 15(1): 1-116.

—— **& W. L. Nutting.** 1950. Wing venation and the phylogeny of the Formicidae. *Trans. Amer. Entomol. Soc.* 75: 113-132.

Castaño F. 1983. Aspectos de la biología de hormigas ponerinas en el Neotrópico. III Etapa, informe final, I Parte, Cali, 22 pp.

Champalbert A. 1985. *Ethogenese du comportement social et variabilité intercoloniale chez une fourmi primitive: Ectatomma tuberculatum* These 3éme cycle, Univ. Paris XIII.

—— 1986a. *Ethogenese du comportement social et variabilité* intercoloniale chez *E. tuberculatum, Act. Coll. Ins. Soc.* 3: 163-171.

—— 1986b. Individual ontogenesis of social behavior in *Ectatomma tuberculatum* ants, pp. 127-137. In: *Passera L. & L. P.* Lachaud, Eds, *The Individual and the Society,* Privat, IEC, Tolousse.

Corbara B., J.P. Lachaud & D. Fresneau. 1986. Organization sociale d'une fourmi primitive neotropicale, *Ectatomma ruidum* Roger: Comparison de deux méthodes d'enresgistrement. *Act. Coll. Ins. Soc.* 3: 153-162.

—— **D. Fresneau & J.P. Lachaud.** 1988. La flexibilité de L'emploi chez les fourmis. *La Recherche* 195: 116-117.

Cox C.B. & P.D. More. 1985. *Biogeography:* An ecological and evolutionary approach, Blackwell Scientific Pub. Oxford, UK.

Fernández F. 1990. Hormigas Cazadoras de Colombia (Formicidae: Ponerinae). Tesis de Grado, Biología, Universidad Nacional de Colombia, Santafé de Bogotá.

—— **& L.C. Schneider.** en prensa. Hormigas de la Reserva La Macarena (Meta): Reconocimiento Preliminar. *Rev. Col. Ent.* 15(1).

Fresneau D., J. Garcia & P. Jaisson. 1982. Evolution of Poliethism in ants: observational results and theories, pp. 158-180. In: *P. Jaisson* (ed) *Social Insects in the Tropics,* Presses de L'Université Paris-Nord, vol. 1.

—— **& J.P. Lachaud.** 1984. Resultats preliminares sur L'onthogenese d'une societe d'*Ectatomma tuberculatum* (Formicidae), pp. 437-444. In: A. de Haro & X. Espaiader (eds) *Processus d'acquisition précoce: les communications.* Publ. Univ. Aut. Barcelona & SFECA.

Gentry A.H. 1982. Neotropical floristic diversity: Phytogeographical connection between central and south american pleistocene climatic fluctuations, or an accident of the Andean Orogeny? *Ann. Missouri. Bot. Gard.* 69: 557-593.

Haffner J. 1969. Speciation in amazonian forest birds. *Science* 165: 131-137.

Holldobler B. & E.O. Wilson 1990. *The Ants.* Belknap, Harvard University Press, Cambridge.

Jenks H. 1956. Geology of South America. *Mem. Am. Geol. Soc.* No. 65.

Kempf W.W. 1972. Catálogo abreviados das formigas de regiao neotropical. *Studia Entomologica* 15: 3-344.

Kugler C. 1978. A comparative study of the myrmicine sting apparatus. *Studia Entomologica* 20: 414-551.

—— 1979. Evolution of the sting apparatus ín the myrmicine ants. Evolution 33: 117-130.

—— **& W.L. Brown Jr.** 1982. Revisionary & Other Studies on the ant genus *Ectatomma,* including

the description of two new species. *Search* 24: 1-8.

Lachaud J.P. 1984. Mise en evidence d'un recruitment de masse archaique chez une ponerine neotropicale: *Ectatomma ruidum. Act. Coll.•Ins. Soc.* (sin págs.).

—— 1985. Recruitment by selective activation in *Ectatomma ruidum. Sociobiology* 11(2): 133-344.

—— & **D. Freseneau.** 1987. Social regulation in ponerine ants. *Exp. Supp.* 54: 197-217.

—— & **J. Valenzuela.** 1982. Observaciones preliminares sobre la importancia de *Ectatomma ruidum* Roger (Hymenoptera: Formicidae) como control de algunos insectos plaga sobre plantas de café y cacao en el soconusco, pp. 76-81. En: Memorias X Reunión Nacional de Control Biológico, Durango, México.

—— **D. Fresneau & J. García.** 1984. Etude des strategies d'aprovisionement chez 3 especies de fourmis ponerines. *Folia Entomologica* México. 61: 159-177.

Levings S.C. & N.R. Franks. 1982. Patterns of nest dispersion in a tropical ground ant community. *Ecology* 63(2): 338-344.

—— & **J.F.A. Traniello.** 1981. Territorialy, nest dispersion and community structure in ants. *Psyche* 88(3-4): 265-319.

López I. & J.P. Lachaud. 1983. Ritmo de actividad y aprovisionamiento de los nidos en la hormiga *Ectatomma ruidum* Roger en el soconusco, pp. 57-58. En: *Chis. Proc. 18th Nat. Congr. Entomol.* Tapachula (Mex.).

Lynch J.D. 1988. *Refugia.* pp. 311-342. In: A.A. Myers & P.S. Giller (eds). *Analitical Biogeography.* Chapmann and Hall. London.

Mackay W.P. & E. Mackay 1986. Las hormigas de Colombia: Las arrieras del género *Atta. Rev. Col. Entomol.* 12(1): 23-30.

Mayr E. & R.J. O'hara. 1986. The biogeographic evidence supporting the pleistocene forest refuge hypothesis. *Evolution* 40(1): 55-67.

Prance G.T. 1982. *Biological diversification in the tropics.* Columbia Univ. Press, NY.

Reiskind J. 1977. Ant-mimicry in panamanian clubionid and salticid spiders (Araneae: Clubionidae, Salticidae). *Biotropica* 9(1): 1-8.

Rubin M., J.P. Lachaud & D. Fresneau. 1989. La structure sociale chez *Ectatomma quadridens:* Comparaisson au sein du genre *Ectatomma. Actes Coll. Insectes Sociaux* No. 5.

Sisson R.F. 1980. Deception: Formula for survival. *National Geographic* 157(3): 344-415.

Uhl C. & J. Saldarriaga. 1986. Fragilidad de la Pluviisélvae Amazónica. *Investigación y Ciencia* 121: 72-81.

Vuillemier B.S. 1971. Pleistocene changes in the fauna and flora of South *America. Science* 173: 771-780.

Weber N.A. 1946. Two common ponerine of possible economic significance, *Ectatomma tuberculatum* (Olivier) and *E. ruidum* Roger. *Proc. Ent. Soc. Wash.* 48: 1-16.

Wheeler D.E. 1986. *Ectatomma tuberculatum* foraging biology and association with *Crematogaster. Ann Ent. Soc. Am.* 79: 300-303.

Wheeler G. & J. Wheeler. 1985. A simplified conspectus of the Formicidae. *Trans. Amer. Ent. Soc.* 111: 255-264.

Wheeler W.M. 1910. *Ants, their structure, development and behavior.* NY. Columbia University Press.

Whitmore T.C. & G.T. Prance. 1987. *Biogeography and quaternary history in Tropical America.* Clarendon Press, Oxford.

Wilson E.O. 1971. *The Insect Societes.* Cambridge, Harvard University Press.

Wilson E.O. 1985. Ants of the Dominican Amber 4. A giant ponerine ant in the genus *Paraponera. Israel J. Ent.* 19: 197-200.

—— 1988. The Biogeography of the West Indian ants pp. 214-230. In: V.K. Liebherr (ed). *Zoogeography of the Caribean Insects,* Comstock Pub. Assoc., Cornell Univ. Press, Ithaca.